动 物 学 研 究 2001, Feb. 22 (1): 77 - 82 CN 53 - 1040/Q ISSN 0254 - 5853
Zoological Research

细胞核起源研究的意义和研究途径的探讨

李靖炎[①]
(中国科学院昆明动物研究所细胞与分子进化开放研究实验室 昆明 650223)

摘要：细胞核的起源是真核细胞进化形成的关键。回顾了过去几十年国内外对细胞核起源问题的探索历程。通过多年的摸索找到了一条切实可行的探索细胞核起源问题的途径。其要点是：在一系列的进化环节中首先抓住原始性的细胞核这一重要环节，探明原始性细胞核的特性，解决了从原始核到典型细胞核的进化问题，原始性细胞核自身的起源问题也就有了基础。为探察原始性细胞核的特性，需要在现存的原生生物中间寻找最原始的类群，然后对它们的细胞核进行尽可能深入地和多方面地研究，对所得结果作进化地分析，以期提出一个原始性细胞核的模型。依据这个模型也就可以对典型细胞核的进化形成和原始核自身的起源作出推论。而这些推论是可以设法加以检验的。不仅可以检验这些推论的正确性，而且对原始核模型的建立也是重要的，可以据之加以发展，修正，甚至否定。沿此途径已经否定了原始性细胞核的涡鞭毛虫核模型，进而提出了双滴虫核模型。

收稿日期：2000 - 08 - 22；修改稿收到日期：2000 - 10 - 30
①现在通讯地址 (the present address)：c/o Dr. Chuan-Fen Wu, Dept. of Mol. Genet., M. D. Anderson Cancer Center, University of Texas, Houston, TX 77030. U.S.A.

(上接第 76 页)

of the tectofugal pathway in the bird and lizard[J]. *Journal of Guanxi Normal University*, **18**(2):67 - 72. [姜世英,唐宗湘,杨盛昌等, 2000. 鸟类和爬行类离顶盖通路的电生理研究. 广西师范大学学报(自然科学版), 18(2):67 - 72.]

Karten H J, 1969. The organization of the avian telencephalon and some speculations on the phylogeny of the amniote telencephalon[A]. In: Noback C, Petros. Comparative and Evolutionary Aspects of the Vertebrate Central Nervous System[M]. New York: Annals New York Academy of Sciences. **167**:146 - 179.

Karten H J, 1979. Visual lemniscal pathways in birds[A]. In: Granda A M, Maxwell J H. Neural Mechanisms of Behavior in the Pigeon[M]. New York: Plenum. 409 - 430.

Lohman A H M, Smeets W J A J, 1990. The dorsal ventricular ridge and cortex of reptiles in historical and phylogenetic prospective[A]. In: Finlay B L. The Neocortex[M]. New York: Plenum press. 59 - 74.

Smeets W J A J, Hoogland P V, Lohman A H M, 1986. A forebrain atlas of lizard *Gekko gecko*[J]. *J. Comp. Neur.*, **259**:1 - 19.

Shu S Y, Ju G, 1989. The glucose oxidase-DAB-nickel method in proxidase histochemistry of the nervous system[J]. *Acta Anatomica Sinica*, **20**(4):402 - 404. [舒斯云,鞠躬, 1989. 一种敏感的辣根过氧化物酶反应法:葡萄糖氧化酶 - 二氨基联苯胺 - 硫酸镍铵法. 解剖学报, 20(4):402 - 404.]

Connections of Rostrolateral Area of the Anterior Dorsal Ventricular Ridge in Lizard *Gekko gecko*

LI Gui-Fen[①] MENG Shao-Quan[①] JIANG Shi-Ting[②]
(①*Department of Biology, Yulin Teachers College, Yulin* 537000, *China*)
(②*Department of Biology, Guangxi Normal University, Guilin* 541004, *China*)

Abstract: The present paper studies the intrinsic and peripheral connecting of rostrolateral area of the anterior dorsal ventricular ridge (ADVR) in the lizard, *Gekko gecko* by means of anterograde and retrograde transport of HRP. The results show: ① rostrolateral area of the ADVR has a circuit pathway between its central core and superficial cell plate; ②the periventricular zone of ADVR has a widespread connections between its rostrolateral and caudal area; ③ the circuit pathway between the central core of rostrolateral area of ADVR and pallial thickening is the connection hub between the two visual pathways.

Key words: *Gekko gecko*; Anterior dorsal ventricular ridge; Rostrolateral; Connections; HRP

关键词：细胞核；起源；早期进化观点；研究途径；原始核
中图分类号：Q21 **文献标识码**：A **文章编号**：0254-5853(2001)01-0077-06

1 研究细胞核起源问题的意义和障碍

细胞核是真核细胞的最明显的标志，使其有别于一切原核生物。它是真核细胞的遗传活动与生理活动的调控中心，也是其中最复杂的部分。细胞核的最初出现也就标志着最原始的真核细胞从其原核祖先的发生。因此细胞核的起源研究也应该是真核细胞起源研究的重心。但是实际情况远非如此。虽然叶绿体和线粒体的起源早已得到大量的多方面的研究并得到了解决（李靖炎，1979，1990），但是，关于细胞核的起源却一直极少有人认真系统地进行探索。

追究其原因，主要是两个：①国际上的大多数细胞生物学家对于进化观点在进一步发展细胞生物学上的意义缺乏应有的认识；②细胞核及其活动过于复杂，在没有找到一条切实可行的探索其起源的途径以前，是难以全面系统地进行研究的。

从生命进化的历史看，在典型的真核细胞进化形成以后，其基本的结构体制和活动机理是极度保守的。研究其起因是进化生物学的一个新课题，我们对此已作了一些初步的探索（Li，1992）。举例来说，人的大脑皮层中各种神经元的核、蚕豆根尖细胞的核、单细胞绿藻和粘菌的核，无论在结构或活动上都没有什么根本性的差异。这种极其强大的进化保守性其实也正是19世纪的三大自然科学发现之一的“细胞学说”得以成立的基础。但也正是由于这种保守性，致令许多人实际上把真核细胞看成是超越于进化的。他们绝不反对用细胞遗传学技术去研究系统进化，但是他们并不认为进化观点在细胞生物学自身的发展上有多大意义。这其实也是一种满足于“知其然”而不追求“知其所以然”的消极态度在细胞生物学研究中的表现。研究细胞周期调控的人往往满足于发现一个个调控因子和它们各自所起的作用，却不想知道这种调控系统和这些因子怎样，由于什么原因，依据怎样的规律起源和进化。一旦学者们研究起这些更深层次上的问题时，细胞生物学也就从现在的分子细胞生物学阶段上升到了进化分子细胞生物学的阶段。对于进化观点在进一步发展细胞生物学上的意义缺乏应有的认识，正是阻碍这种提高的重要原因之一。

也正是由于对进化缺乏认识，许多人对现代微生物学和原生生物学的成就知之甚少。有些习惯于以高等动物细胞作为研究材料的人竟然可笑地以为酵母就是最低等的真核生物了！当他们发现酵母的情况与高等动物细胞的非常相似时，只会更加深信“细胞无进化”的错觉。殊不知只要改用真正较为原始的原生生物作为研究材料，他们就可能会在他们各自的专业领域中有意想不到的新发现，并可能是重要的贡献。

微生物学家和原生生物学家是重视进化的，先后为细胞核起源的研究提供了大量的依据和重要的见解。但若是要求他们对细胞核的起源问题进行较为全面和深入细致地分析，那就未免太过分了。这种工作还是得靠掌握了进化观点的细胞生物学家自己来进行。

细胞核的起源研究是细胞生物学和进化生物学的交叉领域，双方在此领域中都有许多工作要做。但是细胞核的起源研究除了其自身的细胞生物学意义和进化生物学意义而外，可能还有一个意义，即引起更多的细胞生物学家对进化观点的重视。

2 回顾与评论

在介绍我们所找到的研究细胞核的起源问题的具体途径以前，先简略地回顾一下国际上有关的努力和一些臆说。

有的臆说是极其轻率的。例如前苏联的司徒吉茨基在“从电子显微镜资料看细胞的进化形态学问题”一文中提出了一种真核细胞由许多细菌复合形成的臆想，说核仁来自于失去了质膜的球菌，有丝分裂中期时子染色体的分离即相当于细菌的分裂，线粒体是失去了核糖体的细菌，内质网则是由细菌留下了质膜而来。这个臆说实际上已大大脱离了当时科学已经达到的水平。

大致在同时，Robertson（1962）提出了一个有趣的臆说：一个原核生物的质膜和原生质分数点向体外凸出、膨大、并发生复杂的折褶，于是就造成了包围在身体外面的一厚层充满了内质网的细胞质，而原核生物自身则变成了细胞核。它巧妙地说明了双层的核被膜的起源，但毕竟只是一个仅从膜的角度考虑问题的臆说，在原生生物学和微生物学

中并没有丝毫的依据。

Nakamura（1989，1994）提出真核细胞起源于蓝绿藻的设想，认为核、叶绿体和线粒体都是由这种蓝绿藻祖先自生的。如果撇开叶绿体和线粒体的内共生起源学说在70年代即已有了大量的多方面的证据（李靖炎，1979）不谈，如果这个设想是在原细菌类未发现以前提出来的，那么这种设想自然是值得重视的。但是在原细菌类已被发现并且立即有多方面的证据表明真核生物起源于原细菌（李靖炎，1981），其后有关的证据又不断大量多方面地积累起来（Li，1999），在这种情况下仍提出这种设想，就未免脱离科学的发展太远了！从方法论的角度上看，置极大量而又极多方面的证据于不顾，也是不能允许的。蓝绿藻作为真细菌类进化的一个顶峰，已有能力产生出许多复杂的结构，如微管样结构、纤丝样结构，以至一些复杂有趣的膜结构（Jensen，1999）。但是这丝毫不能说明地球上的真核生物是从蓝绿藻进化来的。

认识到了原细菌在真核细胞起源上的重要地位，又惊叹于叶绿体和线粒体的内共生起源学说的成功，Lake *et al*.（1994）提出了细胞核起源于为某种巨大的真细菌所吞噬的原细菌的设想。这种原细菌内共生物由于某种不明的原因控制住了宿主的代谢，不断掠夺宿主的基因并使宿主的基因组走向衰亡。宿主就此变成了细胞质。他们认为核内膜就来自于原细菌内共生物的质膜，而来自于真细菌宿主的质膜的内共生泡膜则变成了核外膜。不幸的是他们忘记了有关核被膜的一些基本知识。叶绿体或线粒体的双层被膜由于有不同的来源，内膜来自于真细菌内共生物的质膜，而外膜则来自于与内质网膜同源的内共生泡膜，它们在任何情况下也不会相互连续，更不会相互转化。但是核内膜与核外膜在所有的核孔处都是相互连续着的；而且在有丝分裂前期的末了，双层的核被膜还会崩解成为大量的内质网性质的单层膜的小泡。到有丝分裂末期，子核的双层核被膜又会从这些小泡或内质网重新产生。这就表明，两层核膜决不可能有不同的来源。

为了弥补这明显的大漏洞，Gupta *et al*.（1996）设想作为细胞核的先祖的原细菌是为巨大的真细菌所包裹，而包裹处的质膜发生许多内褶，造成了内质网。以后原细菌自身的质膜退化消失了，而双层的核被膜则完全来自内质网。不幸质膜的消失必然要造成原生质与环境的相通，而这是致命的。细看他们所绘制的示意图，核质也正是通过内质网膜间的腔隙而与外界环境通连着！除了这些而外，细胞核的内共生起源假说始终面临着一个难题，即如何解释内共生物的基因组竟能控制住宿主的代谢，并最后使得宿主的基因组完全消亡。在自然界中我们所见的正好相反，是宿主控制住了内共生物的代谢，并最终使得内共生物的基因组走向萎缩。

上述臆说或假设都有一个共同点，即片面地抓住一些资料而不顾其余。然而要提出一个有价值的假说，却必须多方面地掌握资料，以求能够进行较为全面的分析。幸而在真核细胞起源的研究上，也还是有人努力这样做的。

首先应该提到著名的藻类学家J. D. Dodge的“中核生物”（meso karyote）学说。在60年代他依据当时所知道的涡鞭毛虫（甲藻）染色体与真细菌的类核体的多方面的相似性，认为涡鞭毛虫类乃是介于原核生物与真核生物之间的中核生物（Dodge，1966）。当时原细菌类尚未被发现，真细菌类就代表所有现存的原核生物。所以这一学说一提出，立即就受到了广泛的重视，从而大大地促进了对涡鞭毛虫类细胞核的多方面的研究，也促使我们建立了原始性细胞核的涡鞭毛虫核模型（李靖炎，1979）。我们实验室依据这个模型作了一系列力所能及的检查。例如当时曾有报道说，较为原始的纵裂涡鞭毛虫类是连核仁都还没有的。此点如能被证实，那是很有说服力的。但我们的研究却否定了这一报道。用经我们改进而成的、特异性达电镜水平的银染法染示两种纵裂涡鞭毛虫的核仁组织区，结果表明巨大的 *Prorocentrum micans* 有多个核仁，而微小的 *P. cassubica* 则只有1个（Li，1985）。在这方面起了决定性作用的是原细菌类的发现和研究。对于以往各种臆说的最后的致命一击是90年代初原细菌组蛋白的发现。此外冷冻连续超薄切片技术的应用也表明过去所认为的相似性原来是被夸大了的（Robinow *et al*.，1994）。鉴于这一学说在生物学史上的地位，我们将另撰专文加以分析。

另一位在真核细胞与细胞核的起源问题上作出了重要努力的人是马萨诸塞大学的D. G. Searcy，他首先提出真核细胞起源于原细菌。早在原细菌类的概念被提出以前，他就已在 *Thermoplasma* 上开展了染色质碱性蛋白的研究，试图解决核小体的起源问题（Searcy *et al*.，1978）。他在原细菌体内发现了原以为仅为真核生物所特有的钙调蛋白

(Searcy, 1987)。他还发现 *Thermoplasma* 已经有一种纤维性的细胞骨架成分 (Searcy *et al*., 1978, 1981), 但后者看来并非真核细胞的肌动球蛋白纤维的先祖。他近年来研究原细菌和真核细胞的最原始的呼吸代谢——硫代谢, 从而深化了线粒体的内共生起源学说 (Searcy *et al*., 1999)。

T. Cavalier-Smith 的"源真核生物 archezoa"学说也需提一下。这个学说(Cavalier-Smith, 1983, 1987, 1993) 设想最原始的真核生物应该是还没有线粒体的源真核生物, 而现存的没有线粒体的多核巨变形虫 (*Pelomyx*)、内变形虫 (*Entamoeba*)、微胞子虫类、毛滴虫类与双滴虫类即是源真核生物的孑遗。与"中核生物"学说的命运相似, 它也大大地促进了对这些原生生物的研究, 特别是分子生物学的研究, 而这些研究最终也导致了这个学说的被否定, 因为所有这些源真核生物后来都被发现其实是起源于已有线粒体的祖先。已有证据表明双滴虫类与毛滴虫类确实是相当原始的 (Li, 1999)。在这种情况下, 最大的可能就是真核细胞的最发达的原核祖先就已经有了线粒体或其内共生先祖。Cavalier-Smith (1998) 已经完全放弃了他原先给源真核生物所下的定义。

从上面所列举的正反两方面的事例可以看出, 人们只有从已知的事实出发, 尽可能多方面地收集资料, 方才有可能提出一个有价值的能够推动科学前进的假说。由于不够全面或时代的局限, 大量的假说都会因自身内在的缺陷而为科学的发展所否定。在科学探索的道路上, "从胜利走向胜利"是从来没有的事, 人们只能通过不断的挫折和失败而逐步地接近真理。而这也就给科学探索者们提出了一个极端苛刻的要求: 无论你的结论是通过多大的努力方才得到的, 你得始终有能力和有勇气去正视一切不利于你的结论的事实, 并且在必要时放弃已有的结论而从头做起。这并不是每个人都能做得到的。然而如果做不到, 他在这个方面的科学生命也就从此终结了。反之, 如果他做到了, 他多半将能体验到从"山重水复疑无路"到"柳暗花明又一村"的欣慰。

3 研究细胞核起源问题的途径

通过长期的摸索, 我们逐步领悟并最终找到了一条切实可行的研究细胞核起源问题的途径。

真核细胞起源于古代的某种原细菌, 这是早已明确了的。细胞核与细胞质全都起源于真核细胞的原细菌祖先 (Li, 1999)。但是原细菌的染色质与典型的细胞核实在相距太远, 其间必定要通过一系列的进化环节。而我们所找到的研究途径的要点即在于首先抓住最原始的真核细胞体内的原始性的细胞核这一环节。只要明确了原始性的细胞核的基本特性, 细胞核起源的整个过程就可以划分成3个阶段而分别进行研究, 即原始性细胞核形成以前的阶段、形成阶段和形成以后的阶段。第3个阶段是相对比较容易研究的, 因为明确了原始性细胞核的基本特征以后, 其与典型细胞核的差异也就很明确了。我们可以针对这些差异分别逐个地进行研究, 之后再综合起来。由于原始性细胞核的基本特性远比典型的细胞核简单, 其与原细菌染色质之间的差距也必随之缩小。这将大有利于我们对其间的进化的认知, 也将有助于把这个阶段的进化分解成为几个较小的问题来进行研究 (Li, 1999)。

现存原生生物的多样性为我们探寻原始性细胞核的特性提供了基础。事实上, 在现存的原生生物中间, 眼虫、涡鞭毛虫、多鞭毛虫、毛滴虫、双滴虫类的细胞核全都与典型的细胞核有或大或小的差异。例如我们就发现双滴虫类的细胞核中还没有核仁 (Li *et al*., 1997)。问题的关键在于要弄清楚哪些特点是原始性的而哪些不是。为此先得了解哪些原生生物类群确实比较原始。近年来对原生生物所做的分子生物学和细胞生物学研究已为此提供了一些很有价值的资料 (Li, 1999)。在找到了较为原始的类群以后, 就可以对它们的细胞核进行尽可能深入和全面的考察。依据所得到的结果和文献, 从进化的角度进行分析, 就可提出一个具体的原始性细胞核的模型 (Li, 1995, 1999)。然后就可以从各个方面对此模型进行实验性的检验, 以便加以修正和发展。这种模型其实也就是一种可以进行检验的工作假说。确定了这种模型以后, 就可以进一步推论出由原始性细胞核如何进化成为典型的细胞核, 以及原始核如何从真核细胞的原细菌祖先体内产生。这两方面的推论也都可以设法加以检验。例如过去我们在提出了原始性细胞核的涡鞭毛虫核模型以后, 曾经推论这种核会经由特殊涡鞭毛虫——尖尾虫(藻) (*Oxyrrhis*) 型的细胞核进化成为眼虫型的核, 再进化成为典型的细胞核的 (Li, 1984)。但是后来通过一系列的研究和分析, 我们终于认定尖尾虫并不是什么高等的涡鞭毛虫, 却只代表着它

们发生上的一个原始阶段；并不是涡鞭毛虫核经由尖尾虫核进化成为典型的细胞核，却是恰恰相反，是由典型的核经由尖尾虫核的阶段而变为涡鞭毛虫核（李靖炎，1996；Li，1999）。按照这个原始核模型，涡鞭毛虫的染色体中应该含有一种原始性的组蛋白，后者是典型细胞核中的4种核心组蛋白的共同的祖先分子，而原细菌体内应该含有与这种"涡鞭毛虫组蛋白"相近似的更为原始的蛋白质。但是后来发现涡鞭毛虫染色体中所含的碱性蛋白根本与组蛋白无关（Sala-Rovira *et al*.，1991），而原细菌的染色质中却含有着与核心组蛋白密切相关的原细菌组蛋白(Sandman *et al*.,1990,1994;Arents *et al*.,1995)。这两个推论和其他一些推论的被否定，表明这个原始核模型是根本错误的。

如今我们所提出和坚持的是原始性细胞核的双滴虫核模型(Li,1995,1999;李靖炎,1996)。按照这个模型原始性的细胞核已经有了真核生物的染色质、核小体与5种组蛋白，但是还没有核仁，核被膜上有或大或小的缺口，但还没有核孔复合体，不同的染色体还彼此高度相似。根据对原始性细胞核的这种看法，我们已对从原始核到典型核的进化作出了推论，并探讨了核孔复合体与核仁的起源问题（Li，1999）。我们对从原细菌的染色质到这种原始核的进化也作出了推测。迄今我们还没有发现有什么事实是跟这种原始核模型或有关的推测相矛盾的。如果未来的科学发展不是要改进，而是要否定这种原始核模型，那么取而代之的原始核模型和有关推断将只会更接近于真理，而我们今天已经认识到的许多东西将只会被发展和深化，正像我们过去（李靖炎，1979）对核被膜的起源的认识并未被否定，却是发展并深化了一样（Li，1995，1999）。

总之，首先抓住原始性的细胞核这一环，在探索细胞核的起源问题上是一条切实可行的途径。

参 考 文 献

Arents G, Moudrianakis E N, 1995. The histone fold: a ubiquitous structural motif utilized in DNA compaction and protein dimerization [J]. *PNAS*, **92**: 11170 - 11174.

Cavalier-Smith T, 1983. A 6-kingdom classification and a modified phylogeny[A]. In: Schenk H E A, Schwemmler W. Endocytobiology Ⅱ[M]. Berlin: de Gruyter. 1027 - 1037.

Cavalier-Smith T, 1987. Eukaryotes without mitochondria [J]. *Nature*, **326**: 332 - 333.

Cavalier-Smith T, 1993. Kingdom protozoa and its 18 phyla [J]. *Microbiol. Rev.*, **57**: 953 - 994.

Cavalier-Smith T, 1998. A revised six-kingdom system of life[J]. *Biol. Rev.*, **73**: 203 - 266.

Dodge J D, 1966. Dinophyceae [A]. In: Godward M B E. The Chromosomes of Algae[M]. Arnold. 96 - 115.

Gupta R S, Golding, 1996. The origin of eukaryotic cell [J]. *Trends Biochem. Sci.*, **21**: 166 - 171.

Jensen T E, 1999. Origin of eukaryotic cells by intra-cellular natural selection [A]. Wagner E, Normann J, Greppin H *et al*. Endo Cytobiology Ⅶ[M]. Geneva: University of Geneva. 63 - 74.

Lake J A, Riveta M G, 1994. Was the nucleus the first endosymbiant? [J]. *PNAS*, **91**: 2880 - 2881.

Li J Y, 1979. Origin of Eukaryotic Cells in the History of Life Evolution [M]. Beijing: Science Press. [李靖炎, 1979. 细胞在生命进化历史中的发生. 北京: 科学出版社.]

Li J Y, 1981. On the ancestor of eukaryotic cells[A]. Proceedings of 1st Conference of Chinese Society for Protozoon (Wuhan) [M]. Shanghai: Huadong Normal University Press. 11 - 13. [李靖炎, 1981. 真核细胞的祖先问题. 中国原生动物学会第一次学术讨论会(武汉)论文汇编. 上海: 华东师范大学出版社. 11 ~ 13.]

Li J Y, 1984. Studies on dinoflagellate chromosomal basic proteins[J]. *Biosystems*, **16**: 217 - 225.

Li J Y, 1985. On the nucleoli of the dinoflagellate *Prorocentrum* [J]. *Hydrobiologia*, **124**: 45 - 48.

Li J Y, 1990. Progress of the studies on origin of eukaryotic cells[A]. In: Zhai Z H, Zheng G C. Progress of Cell Biology. Vol. 1[M]. Beijing: Higher Education Press. 185 - 209. [李靖炎, 1990. 真核细胞起源研究的进展. 翟中和, 郑国锠. 细胞生物学进展第一卷. 北京: 高等教育出版社. 185 ~ 209.]

Li J Y, 1992. Evolutionary conservative phenomena in eukaryotic cells and evolutionary cell biology[J]. *Cell Research*, **2**: 203 - 208.

Li J Y, 1995. Characterization of Giardia cell' nucleus: Its implication on the nature and origin of the primitive cell nucleus[J]. *Cell Research*, **5**: 115 - 124.

Li J Y, 1996. Diplomonads and the exploration on the origin of cell nucleus[J]. *Zool. Res.*, **17**(3): 275 ~ 286. [李靖炎, 1996. 双滴虫与细胞核起源问题的探索. 动物学研究, 17(3): 275 ~ 286.]

Li J Y, He U J, Chen S F, 1997. The primitive cell nucleus, in which the nucleolus has not emerged yet[J]. *Endocytobiosis and Cell Research*, **12**: 65 - 70.

Li J Y, 1999. The primitive nucleus model and the origin of the cell nucleus[J]. *Endocytobiosis and Cell Research*, **13**: 1 - 86.

Nakamura H, 1989. Membranous evolution of photosynthetic prokaryotes and non-symbiotic origin of eukaryotic cells[J]. *Origin of Life and Evolution of Biosphere*, **10**: 429 - 430.

Nakamura H, 1994. Origin of eukaryotes from cyanobacterium: membranous evolution theory[A]. In: Seckbach J. Enigmatic Algae and Evolutionary Aspects: Cyanidium and Related Protists [M]. The Nether Lands: Kluwer Scientific Academic Publishers. 3 - 18.

Robertson J D, 1962. The membrane of the living cells [J]. *Scientific American*, **206**(4): 64 - 72.

Robinow C, Kellenberger E, 1994. The bacterial nucleoid revised [J]. *Microbiol. Rev.*, **58**(2): 211 - 232.

Sala-Rovira M, Geraud M L, Caput D *et al*, 1991. Cloning and immunolocalization of two varieties of the major basic nuclear protein, Hcc, from the histone-less eukaryotic *Crypthecodinium cohnii* [J]. *Chromosoma*, **100**: 510 - 518.

Sandman K, Krzycki J A, Dobriski B *et al*, 1990. HMf, a DNA-binding protein isolated from the hyperthermophilic archaeon *Methanothermus fervidus*, is most closely related to histones [J]. *PNAS*, **87**: 5788 – 5791.

Sandman K, Perler F R, Reeve J N, 1994. Histone-encoding genes from Pyrococcus: evidence for members of the HMf family of archaeal histones in a non-methangenic archaeon [J]. *Gene*, **150**: 207 – 208.

Searcy D G, Sten D B, Green G R, 1978. Phylogenetic affinities between eukaryotic cells and a thermophilic mycoplasma [J]. *Bio. Systems*, **10**: 19 – 28.

Searcy D G, Sten D B, Searcy K B, 1981. A mycoplasma-like archaebacterium possibly related to the nucleus and cytoplasma of eukaryotic cells [J]. *Ann. NY Acad. Sci.*, **361**: 312 – 324.

Searcy D G, 1987. Phylogenetic and phenotypic relationships between eukaryotic nucleocytoplasma and thermophilic archaebacteria [J]. *Ann. NY Acad. Sci.*, **503**: 168 – 179.

Searcy D G, Lee S H, Gleeson D *et al*, 1999. Mitochondrial origin by sulfur symbiosis [A]. Wagner E, Normann J, Greppin H *et al*. Endocytobiology Ⅶ [M]. University of Geneva. 43 – 51.

The Significance of Studying the Origin of the Cell Nucleus and the Way for Studying

LI Jing-Yan

(*Laboratory of Cellular and Molecular Evolution, Kunming Institute of Zoology, the Chinese Academy of Sciences, Kunming* 650223, *China*)

Abstract: The cell nucleus as the controller of all genetic and physiological activities within the cell, is the most prominent marker of eukaryotic cells. The formation of the cell nucleus is the key event during the origin of eukaryotic cells. The first appearance of the primitive cell nucleus indicates the emergence of the first eukaryotic cell. The research on the origin of the cell nucleus not only enriches the modern cell biology and evolutionary biology, but might also even influence the further development of the molecular cell biology by stimulating cell biologists to consider the significance of the viewpoint of evolution to cell researches.

However, for a long time, on the origin of the cell nucleus there were only several reckless and assumptions and a few earnest efforts which were unsuccessful or only indirectly related to the formation of the nucleus. One of the main reasons for this situation seems to be the lack of a practical way for the study.

Through searching for a long time we found a way. The essential point of the way is to consider the comprehension of the primitive nucleus as the key link for understanding the whole process of and early evolution of the cell nucleus. We have already known that the prokaryotic ancestor of eukaryotes must be one kind of ancient archaea (Li, 1999). The primitive cell nucleus should be an intermediate link between the archaeal nucleoid and the typical cell nucleus. In order to obtain some features of the original nucleus, We'd better study the most primitive protists we can find today and investigate all aspects of their cell nucleus thoroughly. Then, combined with the present knowledge on archaea we would be able to propose a hypothetical model for the primitive cell nucleus, and arrange various possible experiments to examine it from various aspects in order to test, to modify, to improve it, or replace it with a new one. Along this way, we would finally obtain a convincing model of the primitive cell nucleus. Then, combined the model with the present knowledge on archaea, protists and eukaryotic cells we could establish an all-sided hypothesis on the origin and early evolution of the cell nucleus for further examinations. Further along this way we would closer and closer approach the real evolutionary process.

This is a realistic way. Along this way we have already negated the dinoflagellate nucleus model and the related hypothesis and established the diplomonad nucleus model for the primitive cell nucleus and proposed a rather complete theory on the origin and early revolution of the cell nucleus, including the origins of nuclear envelope, eukaryotic chromosomes and nucleolus (Li, 1999).

Key words: Cell nucleus; Origin; Evolutionary viewpoint; Investigation way; Primitive cell nucleus